УДК 597:591.170.577.7

СКОРОСТИ ДВИЖЕНИЯ РЫБ

В. Т. Комаров

(Институт биологии южных морей АН УССР)

Изучение скоростей движения нектонных животных имеет большое значение для правильного понимания закономерностей их индивидуального развития, их филогении и систематики в связи с экологией отдельно взятого вида. Выяснение особенностей их движения представляет значительный интерес для разработки общих проблем адаптации и эволюции животных. Исследование механизма движения важно для усовершенствования имеющихся подводных аппаратов и создания новых, более эффективных и быстроходных. Целью настоящей работы является анализ скоростей движения водяных животных на новой экспериментальной основе.

Существует много методов определения скоростей движения водяных животных: определение скорости в потоке воды; хронометраж отрезка пути, проплываемого животным; кинематографическая съемка; определение скорости разматывающейся нити, один конец которой прикреплен к движущемуся животному; определение скорости с судов, двигающихся параллельным курсом; определение скорости с помощью датчиков (телеметрия) или путем мечения исследуемых животных.

Все скорости можно разделить на максимальные и крейсерские. Максимальная скорость характерна для кратковременных перемещений животных. Она является непосредственной реакцией организма на внешнее раздражение (бегство от врага, погоня за добычей, бегство от случайно возникшего неблагоприятного состояния среды и т. д.).

В литературе приводятся многочисленные данные о максимальных скоростях движения рыб. Наибольшее количество сводных результатов опубликовано в работах Бенбриджа (Bainbridge, 1958), Блекстера и Диксона (Blaxter, Dickson, 1959), В. Н. Честного (1961), Д. В. Радакова, В. Р. Протасова (1964).

Исследователи вычисляют максимальные скорости, либо определяя время, в течение которого животное может плыть с заданной скоростью, либо измеряя дистанцию, которую оно должно преодолеть за минимальный отрезок времени. А если так, то можно говорить о среднемаксимальной скорости на каком-то участке пути, хотя нет уверенности в том, что животное преодолевает этот участок с постоянной скоростью. Вполне вероятно, что в какой-то момент эта скорость и будет истинно максимальной для данного гидробионта. Измерять такую скорость можно только аппаратурой, способной фиксировать скорость движения животного за очень короткое время.

За максимальную скорость движения водяных животных мы принимаем наибольшую скорость, которую развивает исследуемое животное в течение бесконечно малого отрезка времени. Такая формулировка устраняет методологическую ошибку и обуславливает выбор аппаратуры и методики исследования максимальных скоростей движения.

Ю. Г. Алеев (1963) дает теоретическое обоснование связи скорости движения рыб с их морфолого-экологической характеристикой. На основе этой теории выведена зависимость между максимальной скоростью

движения рыб и их изгибаемостью (Комаров, 1969). Изгибаемость характеризует вид и его локомоторный аппарат.

В технике крейсерской скоростью называется наивыгоднейшая скорость движения самолетов или морских судов. Какую же скорость движения принято считать крейсерской у нектонных животных? По этому вопросу нет единого мнения. Фри и Харт (Fry, Hart, 1948) считали крейсерской ту скорость, которую рыба могла удерживать в течение 20—25 мин., Рэдклейф (Radcliffe, 1950) — в течение 30—35 мин., Бенбридж (1960), Брет (Brett, 1964), Д. С. Павлов, Е. Н. Сабуренков (1965) — в течение часа, Нараян (Narayanan, 1968) — в течение 5—10 часов. Бимиш (Beamish, 1966) называл для различных видов разное время, указывая какой вид выдерживает ту или иную скорость и в течение какого времени.

Экологическое значение крейсерских скоростей проявляется во время миграций. При дальних переходах животные инстинктивно выбирают наиболее эффективную скорость плавания, т. е. такую скорость, при которой на единицу пути окисляется наименьшее количество органического вещества и создается наиболее выгодный гидродинамический режим,– живőтное испытывает наименьшее сопротивление среды. За крейсерскую мы принимаем такую скорость, при которой физиологический и гидродинамический коэффициенты полезного действия одновременно достигают максимального значения.

Ту или иную скорость движения обеспечивает локомоторный аппарат, продуцирующий продвигающую силу. Основной единицей пропульсии является локомоторный цикл. Его длительность соответствует времени одного полного поперечного колебания хвостового плавника и равна долям секунды. Существующие методы не дают возможности в полной мере исследовать характер движения нектёра в течение одного локомоторного цикла. В связи с этим нами был разработан прибор, позволяющий получать два вида информации о движении животного: осциллограмму скорости и кинограмму, по которой можно судить о функционировании локомоторного аппарата. Оба вида информации поступают синхронно (Комаров, 1970). Прибор заставляет гидробионта двигаться под действием электрического поля, посылает вслед плывущему нектёру импульсы ультразвуковых колебаний и принимает отраженные сигналы. При помощи этого прибора получены данные о максимальных скоростях движения рыб (таблица).

Максимальные скорости движения исследуемых видов рыб

Вид	L (в *см*)	V_{max} (в *см/сек*)	$\frac{V}{L}$
Остронос — *Mugil saliens* Risso	18,5	400	21,6
Сингиль — *M. auratus* Risso	24,0	442	18,4
Ставрида черноморская — *Trachurus mediterraneus ponticus* Aleev	15,7	258	16,4
Шемая каспийская — *Chalcalburnus chalcoides mentoides* (Kessl.)	12,5	187	15,0
Смарида — *Spicara smaris* (L.)	17,0	235	13,8
Хамса черноморская — *Engraulis encrasicholus ponticus* (Alex.)	12,1	162	13,4
Луфарь — *Pomatomus saltatrix* (L.)	16,0	204	12,8
Ерш — *Acerina cernua* (L.)	10,5	133	12,7
Окунь — *Perca fluviatilis* L.	11,5	145	12,6
Каменный окунь — *Serranus scriba* L.	18,5	227	12,3
Мерланг — *Odontogadus merlangus euxinus* (Nordm.)	18,0	195	10,8

Продолжение таблицы

Вид	*L* (в *см*)	V_{max} (в *см/сек*)	$\frac{V}{L}$
Карась серебряный амурский — *Carassius auratus gibelio* (Bloch.)	23,0	226	9,8
Толстолоб — *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes)	27,0	248	9,2
Барабулька — *Mullus barbatus ponticus* Essipov	11,8	109	9,2
Карп — *Cyprinus carpio* L.	35,0	236	8,2
Линь — *Tinca tinca* (L.)	25,5	188	7,5
Зеленушка — *Crenilabrus tinca* (L.)	15,0	107	7,1

Примечание: L — длина рыбы до конца позвоночного столба; V — скорость движения рыбы; $\frac{V}{L}$ — относительная скорость.

Величина скорости, получаемой от одного удара хвостового плавника, зависит от амплитуды его отклонения. Животному будет передана тем бо́льшая сила, чем бо́льшее количество воды и с бо́льшей силой будет отброшено в противоположном направлении. Из анализа полученных результатов видно, что пропульсивная сила не всегда постоянна. Увеличение скорости при всех прочих равных условиях больше в том случае, когда скорость тела меньше.

Одноразовый локомоторный цикл создает продвигающую силу, изменяющуюся в довольно широких пределах,— от 0,5 до 1,5 (Шулейкин, 1934). Верхний ее предел соответствует моменту пересечения каудальным плавником продольной оси тела животного, а самыми невыгодными оказываются положения, когда хвостовой плавник подходит к крайним точкам отклонения (Шулейкин, 1934, 1968).

По нашим данным, скорость движения животного находится в прямой зависимости от пропульсивной силы, которая носит нестационарный характер. Скорость не связана с изменением силы за один локомоторный цикл. Она возрастает в течение всего цикла. Однако по сравнению с силой скорость движения носит стационарный характер. Изменяется сила довольно быстро, а тело как инерционная система отвечает только на среднюю составляющую силы.

Хвостовой плавник совершает колебательные движения влево и вправо от продольной оси тела животного. Для превращения энергии животного в продвигающую силу лучи плавника должны быть жестко скреплены с базальными элементами, т. к. в противном случае плавник не сможет выполнить функцию движителя. Очевидно, чем больше частота поперечных колебаний, тем резче изменяется направление движения хвостовой части тела. Площадь поперечного сечения лучей, образующих поверхность хвостового плавника, по мере удаления от основания уменьшается, сходя на нет. Такое строение лучей обуславливает различную степень жесткости всего каудального плавника в продольном направлении и, следовательно, его гибкость. Максимальная упругость присуща основанию плавника в то время как жесткость концевой части незначительна. Этим обеспечивается пружинящее действие плавника при любой его поперечной скорости. Следовательно, хвостовой плавник кроме основной своей функции движителя выполняет роль амортизатора. Функциональное значение амортизатора состоит в устранении связи между фазой положения хвостового плавника и продвигающей силой в процессе локомоторного цикла.

Для создания продвигающей силы необходимо, чтобы скорость движения хвостового плавника была больше, чем скорость движения рыбы. При всех прочих равных условиях животному сообщается тем большее количество движения, чем больше разница между скоростью поступательного движения животного и поперечной скоростью каудального плавника. Период разгона должен быть короче, чем период пассивного скольжения. Именно такой характер изменения скорости является выгодным.

Движение, вызываемое силой, возникающей в одноразовом локомоторном цикле, получило широкое распространение в жизни рыб. Такой способ движения определялся характером питания, которое существенно сказывается на всей организации рыбы. Параллельно с развитием приспособлений, связанных с захватом пищи, шло развитие локомоторной функции. Хищники — засадчики (Esocidae) во время броска к жертве развивают большие скорости. Для эффективного движения их локомоторный аппарат должен в течение одного цикла развить большое ускорение. Это требует большой силы опоры движителя на воду, что, в свою очередь, увеличивает скольжение и уменьшает эффективность работы движителя. Гидродинамические качества хищника в данном случае могут повышаться только за счет уменьшения силы упора, приходящейся на единицу латеральной поверхности. Это достигается путем вовлечения в локомоторный цикл как можно бóльшей части тела, увеличения площади спинного и анального плавников и смещением их назад.

С увеличением числа позвонков становится более равномерной изгибаемость тела и увеличивается его часть, принимающая участие в локомоторном цикле, что, в свою очередь, уменьшает упор движителя на воду. Именно этим, на наш взгляд, можно объяснить историческое развитие ряда представителей Palaeoesocidae — Esocidae, которое шло в сторону совершенствования приспособления к хищному образу жизни. Морфологически это выразилось в увеличении размеров рта и перемещении назад причленения нижней челюсти к черепу, в удлинении тела, увеличении числа позвонков и смещении назад спинного плавника. В процессе филогенеза число позвонков у щук изменялось следующим образом: эоценовый *Palaeosox* — 33—34, олигоценовый *Esox papyraceus* Trosch. — 48, нижнемиоценовый *Esox Waltschanus* Meyer — 50—51, *Esox robustus* Winkler — 52, верхнемиоценовый *Esox lepidotus* Voigt — 60, современный *Esox lucius* L.— 57—64.

По нашим наблюдениям, одноразовый локомоторный цикл движения используется всеми видами, участвующими в эксперименте. Наиболее часто этот характер плавания сопровождает реакцию испуга. В одноразовом локомоторном цикле не наблюдается связи между фазой положения хвостового плавника относительно продольной оси тела и скоростью движения животного. Величина скорости зависит только от режима работы каудального плавника.

ЛИТЕРАТУРА

Алеев Ю. Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыбы. М.

Комаров В. Т. 1969. Определение скорости движения рыб по данным о их латеральной сгибаемости. В сб.: «Вопросы морской биологии. Тез. докл. II Всесоюз. симп. мол. ученых. Севастополь». К.

Его же. 1970. Экспериментальные приемы и оборудование для определения скоростей движения нектонных животных. Зоол. журн., т. XLIX, в. 6.

Павлов Д. С., Сабуренков Е. Н. 1965. Метод определения продолжительности плавания рыб на крейсерских скоростях. Рыб. хоз-во, № 9.

Радаков Д. В., Протасов В. Р. 1964. Скорости движения и некоторые особенности зрения рыб. Справочник. М.

Честной В. Н. 1961. Максимальные скорости движения рыб. Рыб. хоз-во, № 9.
Шулейкин В. В. 1934. Внешняя и внутренняя динамика рыбы. Изв. АН СССР, сер. 7, отд. матем. и естеств. наук, № 8.
Его же. 1968. Физика моря. М.
Bainbridge R. 1958. The speed of swimming of fish as related to size and to the frequency and amplitude of the tail beat. J. Exptl. Biol., v. 35, № 1.
Его же. 1960. Speed and Stamina in three fishes. J. Exptl. Biol., v. 37, № 1.
Beamish F. W. H. 1966. Swimming endurance of some Nortwest Atlantic fishes. J. Fish Res. Bd. Canada, v. 23.
Blaxter J. H. S., Dickson W. 1959. Observations on the swimming speeds of fish. J. Const. Explor. Mex., v. 24.
Brett J. R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of yong Sakeyl Salmon. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 21.
Fry F. E., Hart I. S. 1948. Cruising speed of goldfish in relation water temperature. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 8.
Narayanan K. M. 1968. Influence of ambient oxygen on the swimming performance of goldfish and raibow trout. Canad. J. Zool., № 4.
Radcliffe R. W. 1950. The effect of fish clipping on the cruissing speed of goldfish and cochosalmon fry. J. Fish. Res. Bd. Canada, v. 8.

Поступила 13.X 1969 г.

SPEEDS OF FISH MOVEMENT

V. T. Komarov

(Institute of Biology of Southern Seas, Academy of Sciences, Ukrainian SSR)

Summary

The maximum and cruiser speeds are analyzed. The results are presented on maximum speeds of fish movement. A single locomotor cycle is described.